



UFRGS
UNIVERSIDADE FEDERAL
DO RIO GRANDE DO SUL



INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

LAURA MODESTI DONIN

**Taxonomia integrativa de *Trichomycterus* Valenciennes, 1832 (Siluriformes: Trichomycteridae)
das drenagens costeiras do Sul e Sudeste do Brasil**

PORTO ALEGRE
2019

LAURA MODESTI DONIN

**Taxonomia integrativa de *Trichomycterus* Valenciennes, 1832 (Siluriformes: Trichomycteridae)
das drenagens costeiras do Sul e Sudeste do Brasil**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Área de concentração: Biologia Comparada

Orientador: Dr. Tiago Pinto Carvalho

Co-orientador: Dr. Juliano Ferrer dos Santos

PORTO ALEGRE
2019

LAURA MODESTI DONIN

**Taxonomia integrativa de *Trichomycterus* Valenciennes, 1832 (Siluriformes: Trichomycteridae)
das drenagens costeiras do Sul e Sudeste do Brasil**

Aprovada em ____ de _____ de ____.

BANCA EXAMINADORA

Dr. Aléssio Datovo
(MZUSP)

Dra. Luz Eneida Ochoa Orrego
(MZUSP)

Dr. Mário César Cardoso de Pinna
(MZUSP)

Dedico este trabalho ao meu querido pai (*in memorium*), Laury Donin.

Aviso

Este trabalho é parte integrante dos requerimentos necessários à obtenção do título de mestre em Biologia Animal, e como tal, não deve ser vista como uma publicação no senso do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (artigo 9) (apesar de disponível publicamente sem restrições) e, portanto, quaisquer atos nomenclaturais nela contidos tornam-se sem efeito para os princípios de prioridade e homonímia. Desta forma, quaisquer informações inéditas, opiniões e hipóteses, bem como nomes novos, não estão disponíveis na literatura zoológica. Pessoas interessadas devem estar cientes de que referências públicas ao conteúdo deste estudo, no presente formato, somente devem ser feitas com aprovação prévia do autor.

Notice

This work is a partial requirement for the master degree in Animal Biology and, as such, should not be considered as a publication in the sense of the International Code of Zoological Nomenclature (article 9) (although it is available without restrictions) therefore, any nomenclatural acts herein proposed are considered void for the principles of priority and homonymy. Therefore, any new information, opinions, and hypotheses, as well as new names, are not available in the zoological literature. Interested people are advised that any public reference to this study, in its current form, should only be done after previous acceptance of the author.

Agradecimentos

Agradeço primeiramente ao meu orientador, Tiago Pinto Carvalho, pelo acompanhamento, incentivo, contribuições e compartilhamento de conhecimento ao longo desses dois anos. Obrigada por se aventurar comigo nessa primeira orientação. Agradeço também ao meu co-orientador, Juliano Ferrer, pelo acompanhamento desde o início da minha trajetória acadêmica no laboratório. Obrigada pela oportunidade, confiança e tempo investido na minha formação. Agradeço conjuntamente ao Tiago e Juliano, pelo trabalho desenvolvido com base em princípios éticos e morais, requisitos muitas vezes esquecidos no ambiente acadêmico.

Ao professor Luiz R. Malabarba pela oportunidade de iniciação científica no laboratório, pelos ensinamentos e pescarias. Agradeço também pelo financiamento de coleta com auxílio Universal CNPq (401204/2016-2).

À bolsa de pesquisa financiada pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e pelos auxílios fornecidos pelo PPGBAN.

Aos curadores, técnicos e alunos que enviaram material para análise em laboratório e pelo auxílio nas visitas às coleções.

À banca examinadora pelas contribuições realizadas.

Aos meus colegas de laboratório pela amizade, parceria e ajuda diária no projeto.

Ao Fernando R. Carvalho pelo apoio, companheirismo e contribuições no trabalho.

A minha família, mãe e irmãos, responsáveis por proporcionar a base financeira e ética, imprescindível para a minha formação acadêmica. A meu pai Laury, *in memoriam*, pelo exemplo de dedicação e persistência aos estudos.

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO	3
OBJETIVOS	8
Objetivo geral	8
Objetivos específicos	8
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	9

RESUMO

Trichomycterus é um gênero polifilético que contém espécies com complexas histórias taxonômicas. Esta revisão taxonômica está focada nas espécies de *Trichomycterus* que habitam drenagens costeiras do Sul e Sudeste do Brasil, desde o Sistema do rio Tramandaí (sul) até a bacia do rio Ribeira de Iguape (norte). O objetivo desse estudo é realizar uma revisão taxonômica integrativa do gênero baseado em dados morfológicos e moleculares. Sendo assim, uma nova espécie de *Trichomycterus* foi descrita para a bacia do rio Ribeira de Iguape e o status taxonômico dos seus congêneres presentes na bacia foram discutidos (cap. 1). Adicionalmente, uma extensiva revisão das espécies de *Trichomycterus* das drenagens costeiras do Sul e Sudeste do Brasil foi utilizada para avaliar os limites de espécies em uma análise integrativa e discutimos os processos biogeográficos envolvidos na diversificação das espécies de *Trichomycterus* (cap. 2). Identificamos 12 morfoespécies que habitam as drenagens costeiras do Sul e Sudeste do Brasil baseado em uma combinação de caracteres morfológicos. Confirmamos a presença de seis espécies de *Trichomycterus* anteriormente citadas para a região (*T. davisii*, *T. cubataonis*, *T. guaraquessaba*, *T. jacupiranga*, *T. tupinamba*, and *T. zonatus*), além de *T. alternatus*. Reconhecemos também possíveis novas espécies (*Trichomycterus* sp. 'ribeira', *Trichomycterus* sp. 'malacara', *Trichomycterus* sp. 'tubarão' and *T. aff. davisii*). Confirmamos a ampla distribuição de *T. balios* tanto do Sistema da Laguna dos Patos (localidade tipo), bacia do rio Uruguay e drenagens costeiras das bacias dos rios Mampituba e Itajaí. Finalmente, sugerimos que a diversificação em *Trichomycterus* do Sul e Sudeste do Brasil parece estar associada a ambos os eventos de troca de fauna, primariamente com trocas de fauna ocorridas entre drenagens costeiras e continentais e secundariamente restritas as paleodrenagens na plataforma continental.

Keywords: Captura de cabeça, Generalized Mixed Yule-Coalescent (GMYC),

ABSTRACT

Trichomycterus is a systematic puzzle, highly diverse and contains species with complexes taxonomic histories. This taxonomic review is focused on coastal drainages of South and Southeast Brazil from Tramandaí River System (south) to the Ribeira de Iguape River basin (north). The aim is to provide an integrative taxonomic revision of the genus based on morphological and molecular data. Thus, a new species of *Trichomycterus* was described for Ribeira de Iguape River basin and the taxonomic status of the remaining congeners in the basin is discussed (chapter 1). In addition, an extensive review of species of *Trichomycterus* from coastal drainages of South and Southeastern Brazil was used to evaluate species limit in an integrative analysis, and we discussed the biogeographic processes involved in the recent diversification of *Trichomycterus* species (chapter 2). We identified 12 morphospecies inhabiting coastal drainages of South and Southeast Brazil based on a combination of morphological characters. We confirmed the presence of six species of *Trichomycterus* previously cited for the region (*T. davisii*, *T. cubataonis*, *T. guaraquessaba*, *T. jacupiranga*, *T. tupinamba*, and *T. zonatus*) in addition to *T. alternatus*. We also recognized the putative new species (*Trichomycterus* sp. 'ribeira', *Trichomycterus* sp. 'malacara', *Trichomycterus* sp. 'tubarão' and *T. aff. davisii*). We confirmed the widely distributed of *T. balios* through Laguna dos Patos System (type-locality), Uruguay River basin and two coastal drainages the Mampituba and the Itajaí river basins. Finally, we suggest that the diversification in *Trichomycterus* from South and Southeast Brazil seem to be associated with both events of

exchange of fauna, in primary instances with faunal exchanges occurred between coastal and continental drainages and as secondary distributions are constrained by paleodrainage configuration in the atlantic continental shelf.

Palavras chave: Color variation, Generalized Mixed Yule-Coalescent (GMYC), Headwater capture, Integrative taxonomy, Palaeodrainages, Trichomycterinae

INTRODUÇÃO

A diversidade de peixes dulcícolas do Brasil é uma das maiores do mundo, atualmente com mais de 3000 espécies (Reis *et al.*, 2016; Fricke *et al.*, 2019). Isto configura como a maior diversidade de peixes de água doce da região Neotropical e uma das mais ricas do mundo (Reis, 2013; Reis *et al.*, 2016). Conhecer, registrar e entender essa diversidade se faz imprescindível neste momento de crise ambiental e *shortfall* lineana (carência no conhecimento acerca da diversidade de espécies no mundo, incluindo as espécies não descritas e aquelas não catalogadas em bases de dados) e *shortfall* wallaceana (carência no conhecimento sobre a distribuição geográfica das espécies, *i.e.*, conhecimento incompleto sobre a ocorrência das espécies) (*sensu* Hortal *et al.*, 2015) acerca do conhecimento da diversidade biótica da Terra.

Trichomycteridae compreende a família de pequenos bagres neotropicais de água doce, a segunda mais diversa de Loricarioidei, com 307 espécies válidas (Fricke *et al.*, 2019), ocorrendo em quase todas as drenagens neotropicais, desde a Costa Rica até a região da Patagônia (de Pinna & Wosiacki, 2003; Fernandez & Schaefer, 2005; Malabarba & Malabarba, 2014). Grande parte das espécies não ultrapassam 150 mm de comprimento padrão (de Pinna & Wosiacki, 2003); o maior representante, *Trichomycterus rivulatus* Valenciennes, 1846, pode atingir cerca de 380 mm de comprimento padrão (de Pinna & Wosiacki, 2003). Além disso, a família compreende representantes com notáveis estratégias alimentares, desde aqueles que se alimentam de escamas e mucos (Stegophilinae) até os que se alimentam de sangue das brânquias de outros peixes (Vandelliinae). Ocorrem em uma ampla diversidade de habitats, desde águas subterrâneas até riachos e lagos Andinos acima de 4500 m de altitude (Arratia & Menu-Marque, 1984; de Pinna & Wosiacki, 2003; Rizzato *et al.*, 2011).

Trichomycteridae é um grupo monofilética bem corroborada (de Pinna & Wosiacki,

2003; Datovo & Bockmann, 2010; Ochoa *et al.*, 2017a). Atualmente são reconhecidas oito subfamílias, sendo: Copionodontinae (6 espécies), Glanapteryginae (18), Sarcoglanidinae (11), Stegophilinae (29), Trichogeninae (2), Trichomycterinae (221), Tridentinae (11) e Vandelliinae (9). Dentre as sinapomorfias propostas para Trichomycteridae, a estrutura do aparato opercular é, sem dúvida, a mais conspícua, apresentando o opérculo e o interopérculo altamente modificados em uma estrutura compacta suportando odontódeos ligados entre si através de um forte ligamento (de Pinna, 1998). Sua função parece estar ligada à ancoragem e movimentação em substratos duros. Acredita-se que esse sistema permite uma locomoção por impulsos (“elbowing locomotion”) na maioria das espécies de Trichomycteridae; auxilia ainda as espécies ectoparasitas de Stegophilinae e Vandellinae a fixarem-se nos hospedeiros e adentrar suas cavidades branquiais (Adriaens *et al.*, 2010) para se alimentarem de sangue.

Trichomycterinae é a maior e mais complexa das subfamílias de Trichomycteridae (de Pinna & Wosiacki, 2003). Encerra 221 espécies (Fricke *et al.*, 2019) compreendidas em oito gêneros: *Rhizosomichthys* Miles, 1943 (1 sp.); *Bullockia* Arratia, Chang, Menu-Marque & Rojas, 1978 (1 sp.); *Eremophilus* Humboldt (1 sp.), 1805; *Hatcheria* Eigenmann, 1909 (1 sp.); *Ituglanis* Costa & Bockmann, 1993 (28 spp.); *Scleronema* Eigenmann, 1917 (3 spp.); *Silvinichthys* Arratia, 1998 (7 spp.); *Trichomycterus* Valenciennes, 1832 (175 spp.) (Eschmeyer *et al.*, 2018). Apenas os representantes de Trichomycterinae estão presentes em toda área de distribuição da família.

As primeiras propostas de relações filogenéticas trazem Trichomycterinae como não monofilética (Baskin, 1973; de Pinna, 1989) em virtude da ausência de sinapomorfias para a subfamília e possível afinidade de algumas espécies dentro de Trichomycterinae com outras subfamílias. No entanto, Arratia (1990), Datovo & Bockmann (2010) e mais recentemente Ochoa *et al.* (2017a) propõem Trichomycterinae como monofilética com base em caracteres

morfológicos, miológicos e moleculares.

A maior problemática em torno da sistemática de Trichomycterinae está em *Trichomycterus*. É um gênero merofilético (Fernández & Schaefer, 2009; DoNascimento, 2015) e o mais rico em espécies da família, com 175 espécies válidas (Fricke *et al.*, 2019). Embora o gênero seja amplamente estudado, com muitas espécies descritas nos últimos anos (Ochoa *et al.*, 2017b; Castellanos-Morales, 2018; Mesa *et al.*, 2018), ainda há muitas incertezas e confusões taxonômicas, principalmente no reconhecimento e delimitação robusta das espécies. De Pinna (1998) enumera três principais motivos a esta problemática: i) condição parafilética do gênero *Trichomycterus*; ii) história taxonômica longa e complexa, com muitos nomes disponíveis e limites diagnósticos tênues e iii) conhecimento incompleto da diversidade real das espécies. Isto, aliado às descrições imprecisas, são fatores que tornam a delimitação precisa dos táxons uma tarefa difícil ou quase impraticável. Nessa perspectiva, há necessidade de integrar dados morfológicos e moleculares no reconhecimento das unidades operacionais, *i.e.*, delimitação precisa das espécies, buscando o entendimento de padrões e processos evolutivos do grupo.

Ochoa *et al.* (2017a) apresentaram, a partir de uma extensa análise baseada em dados moleculares, importante contribuição na elucidação nas relações em Trichomycteridae. Trichomycterinae (*sensu* Datovo & Bockmann, 2010., Ochoa *et al.*, 2017a) é apresentado como grupo monofilético, composto por dois grandes clados: o primeiro inclui as espécies de drenagens atlânticas costeiras e da bacia do alto rio Paraná (*Scleronema* e parte de *Trichomycterus*; clados D4 e D5) e outro com os táxons amazônicos e trans-andinos (*Bullockia*, *Eremophilus*, *Ituglanis* e parte de *Trichomycterus*; clados D1 + D2 + E + D3). Neste mesmo trabalho, *Trichomycterus* aparece como gênero não monofilético, com espécies do gênero mais próximas a *Bullockia*, *Eremophilus*, *Hatcheria* e *Scleronema* que com os demais

Trichomycterus, em consonância aos trabalhos anteriores (de Pinna, 1998; Wosiacki, 2002; Datovo & Bockmann, 2010; Ochoa *et al.*, 2017a).

A taxonomia alfa vem sendo amplamente discutida nos últimos anos perante ao desenvolvimento e utilização de novos métodos para o reconhecimento e delimitação de espécies (Wheeler *et al.*, 2004; Dayrat, 2005; Schlick-Steiner *et al.*, 2010; Pereira *et al.*, 2013). No entanto, frente à complexidade da biodiversidade e às limitações que a morfologia como ferramenta de delimitação de espécies apresenta, é necessário abordagens taxonômicas com sinergia de dados. Nesse contexto, diversos trabalhos (Glaw *et al.*, 2010; Lumley & Sperling, 2010; Pugedo *et al.*, 2016) utilizam o termo taxonomia integrativa (*integrative taxonomy*) para abordar uma taxonomia a partir de perspectivas múltiplas e complementares, normalmente incorporando análises moleculares à hipótese morfológica.

Para as drenagens costeiras do Sul e Sudeste do Brasil (entre as bacias dos rios Tramandaí, ao sul e bacia do rio Ribeira de Iguape, ao norte) delimitadas como área de estudo, estão citadas dez espécies para o gênero *Trichomycterus*: *Trichomycterus balios* Ferrer & Malabarba, 2013; *T. cubataonis* Bizerril, 1994; *T. davisii* Haseman, 1911; *T. guaraquessaba* Wosiacki, 2005; *T. iheringi* (Eigenmann, 1917); *T. jacupiranga* Wosiacki & Oyakawa, 2005; *T. nigricans* Valenciennes, 1832; *T. paolence* (Eigenmann, 1917); *T. tupinamba* Wosiacki & Oyakawa, 2005. Muitas destas espécies foram descritas há muito tempo, com informações insuficientes para diagnosticá-las, impossibilitando reconhecer prontamente seus caracteres diagnósticos, bem como a distribuição geográfica. Além disso, há diversas espécies não descritas para o gênero (*e.g.*, Bertaco *et al.*, 2016), evidenciando que a diversidade do gênero está subestimada nesta região.

As drenagens costeiras do Brasil apresentam grande diversidade de peixes de água doce, distribuídas por ecorregiões (Abell *et al.*, 2008; Albert *et al.*, 2011). Essas drenagens são de

grande importância biogeográfica devido a sua ictiofauna altamente endêmica (Ribeiro, 2006). Tal diversidade reflete, provavelmente, aos processos históricos e ecológicos resultantes de milhões de anos de evolução, que moldaram essa fauna (Ribeiro, 2006).

Múltiplos processos geológicos como a elevação de megadomes, processos tectônicos e recentes eventos de erosão (Ribeiro, 2006) vem moldando a costa Atlântica do Brasil desde a separação da América do Sul do continente Africano (~112 Ma) (Lundberg *et al.*, 1998). Além disso, movimentos eustáticos resultantes das sucessivas glaciações durante o período Pleistoceno (~2.6 Ma) moldaram a extensão das bacias hidrográficas litorâneas expondo a plataforma e conectando bacias atualmente isoladas, promovendo assim, episódios cíclicos de isolamento e contato entre populações de peixes (Weitzman *et al.*, 1988; Hewitt, 2000; Dias *et al.*, 2014, Tschá, 2016), como foi demonstrado na estruturação dos padrões de diversidade genética em *Hollandichthys* (Thomaz *et al.*, 2015). Nessa área, encontra-se o gênero *Trichomycterus*, com espécies tanto amplamente distribuídas, como também espécies endêmicas ou restritas, muitas vezes limitadas pelas porções altas das cabeceiras, podendo assim, ser considerado um bom modelo para estudos biogeográficos nessa região.

Justificativa

Análises revisivas e filogenéticas são pré-requisitos para responder a uma série de importantes questões sobre os peixes de água doce neotropicais, importantes também para os estudos de ecologia e biologia das espécies. Identificações seguras dos táxons nas mais diversas áreas, importantes para a comparação de dados, são praticamente impossíveis sem revisões taxonômicas (Böhlke *et al.*, 1978). Conhecer a diversidade e os limites diagnósticos de cada táxon, através de diagnoses claras, constitui condição *sine qua non* para tomada de decisões acerca das informações biológicas que as espécies congregam. E os estudos filogenéticos, por sua vez, possibilitam agrupar os táxons consoante sua história genealógica, permitindo que os organismos sejam reconhecidos conforme sua história evolutiva. Além disso, revelam apomorfias que possibilitam identificações seguras das espécies e fornecem subsídios para o entendimento dos padrões biogeográficos de distribuição das espécies.

OBJETIVO GERAL

Considerando-se o cenário descrito acima, o presente trabalho tem como objetivo geral realizar uma revisão taxonômica integrativa das espécies do gênero *Trichomycterus* nas drenagens costeiras do Sul e Sudeste do Brasil integrando dados morfológicos e moleculares.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Delimitar morfológicamente e geneticamente as espécies na região de estudo;
- Descrever a distribuição geográfica das espécies na região de estudo;
- Descrever possíveis espécies novas encontradas na região;
- Compreender a história evolutiva do gênero *Trichomycterus* nas drenagens de interesse, bem como os processos biogeográficos envolvidos nos padrões de distribuição das espécies.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abell, R., M. L. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M. Kottelat, N. Bogutskaya, B. Coad, N. Mandrak, S. L. Balderas, W. Bussing, M. L. J. Stiassny, P. Skelton, G. R. Allen, P. Unmack, A. Naseka, R. Ng, N. Sindorf, J. Robertson, E. Armijo, J. Y. Higgins, T. J. Heibel, E. Wikramanayake, D. Olson, H. L. López, R. E. Reis, J. G. Lundberg, M. H. S. Pérez & P. Petry. 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *Bioscience*, 58(5): 403-414.
- Albert, J.S, Petry P. & Reis R.E. 2011. Major biogeographic and phylogenetic patterns. In: Albert J. S. & Reis R. E, editors. *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles. pp. 21-57.
- Adriaens, D., Baskin, J.N. & Coppens, H. 2010. Evolutionary morphology of trichomycterid catfishes: about hanging on and digging in. Pp. 337-362. In: Nelson, J. S., H. P. Schultze & M. V. H. Wilson (Eds.). *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts*. Munchen, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 480p.
- Arratia, G. 1998. *Silvinichthys*, a new genus of trichomycterid catfishes from the Argentinian Andes, with redescription of *Trichomycterus nigricans*. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 9: 347-370.
- Arratia, G., Menu-Marque, S., 1984. New catfishes of the genus *Trichomycterus* from the high Andes of South America (Pisces, Siluriformes) with remarks on distribution and ecology. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 111 (4), 493–520.
- Baskin, J.N. 1973. Structure and relationships of the Trichomycteridae. Tese de doutorado não publicada, City University of New York, New York. 389p.
- Bertaco, V.A., Ferrer, J., Carvalho, F.R. & Malabarba, L.R. 2016. Inventory of the freshwater

- fishes from a densely collected area in South America - a case study of the current knowledge of Neotropical fish diversity. *Zootaxa* 4138(3): 401-440.
- Böhlke, J., S. H. Weitzman & N. A. Menezes. 1978. Estado atual da sistemática dos peixes de água doce da América do Sul. *Acta Amazonica*, 8(4): 657-677.
- Castellanos-Morales, C. A. 2018. A new species of cave catfish, genus *Trichomycterus* (Siluriformes: Trichomycteridae), from the Magdalena River system, Eastern Cordillera, Colombia. *Biota Colombiana* v. 19 (Sup. 1): 117-130.
- Cuvier, G. & A. Valenciennes. 1846. Histoire naturelle des poissons. Tome dix-huitieme. Bertrand, Paris & Levrault, Strasbourg, 520-553.
- Datovo, A. & F. A. Bockmann. 2010. Dorsolateral head muscles of the catfish families Nematogenyidae and Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei): comparative anatomy and phylogenetic analysis. *Neotropical Ichthyology*, 8: 193-246.
- Dayrat, D. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 407-415.
- de Pinna, M.C.C. 1989. A new sarcoglanidine catfish, phylogeny of its subfamily, and an appraisal of the phyletic status of the Trichomycterinae (Teleostei, Trichomycteridae). *American Museum Novitates*, 2950: 1-25.
- de Pinna, M.C.C. 1998. A new species of the catfish genus *Glanapteryx* (Siluriformes: Trichomycteridae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 111: 35-42. 14
- de Pinna, M.C.C. & Wosiacki, W.B. 2003. Family Trichomycteridae (Pencil or parasitic catfishes). Pp. 270-290. In: Reis R.E., S.O. Kullander & C.J. Ferraris Jr. (Org). *Check List of the Freshwater Fishes of South America*. Porto Alegre, Edipucrs.
- Dias, M.S., Oberdorff, T., Hugueny, B., Leprieur, F., Jezéquel, C., Cornu, J.F., Brosse, S., Grenouillet, G. & Tedesco, P.A. 2014. Global imprint of historical connectivity on

- freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters*, 17: 1130-1140.
- DoNascimento, C. 2015. Morphological evidence for the monophyly of the subfamily of parasitic catfishes Stegophilinae (Siluriformes, Trichomycteridae) and phylogenetic diagnoses of its genera. *Copeia*, 103: 933-960.
- Eigenmann, C. H. 1918. The Pygiidae, a family of South America catfishes. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 7: 259-398.
- Fernández, L. & Schaefer, S.A. 2005. New *Trichomycterus* (Siluriformes: Trichomycteridae) from an offshore island of Colombia. *Copeia* 2005: 68-76.
- Fernández, L. & Schaefer, S. A. 2009. Relationships among the Neotropical Candirus (Trichomycteridae, Siluriformes) and the evolution of parasitism based on analysis of mitochondrial and nuclear gene sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, 52: 416-423. 15
- Fricke R, Eschmeyer WN, R. van der Laan, editors. Species by family/ subfamily in the Catalog of Fishes. [Electronic version]. San Francisco (CA): California Academy of Sciences; 2019. [cited 2019 Jan 03]. Available from: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>
- Glaw, F., Koehler, J., De la Riva, I., Vieites, D.R. & Vences, M. 2010. Integrative taxonomy of Malagasy treefrogs: combination of molecular genetics, bioacoustics and comparative morphology reveals twelve additional species of *Boophis*. *Zootaxa*, 2383: 82.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405: 907-913.
- Hortal J., F. de Bello, J. A. F. Diniz-Filho, T. M. Lewinsohn, J. M. Lobo & R. J. Ladle 2015. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 46: 523-549.
- Lumley, L.M. & Sperling, F. A. 2010. Integrating morphology and mitochondrial DNA for

- species delimitation within the spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) cryptic species complex (Lepidoptera: Tortricidae). *Systematic Entomology*, 35: 416-428. 16
- Lundberg, J. G., Marshall, L. G., Guerrero, J., Horton, B., Malabarba, M. C. S. L., & Wesselingh. F. 1998. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers.
- Malabarba, L.R & Malabarba, M.C. 2014. Filogenia e classificação dos Peixes Neotropicais. Pp. 1-10. In: Baldisserotto, B., J. Cyrino, & E.Urbinati. (Org). *Biologia e Fisiologia de Peixes Neotropicais de Água Doce*. FUNEP, Jaboticabal.
- Mesa S., L. M., C. A. Lasso, L. E. Ochoa & C. DoNascimento. 2018. *Trichomycterus rosablanca* (Siluriformes, Trichomycteridae) a new species of hipogean catfish from the Colombian Andes. *Biota Colombiana* v. 19 (Sup. 1): 95-115.
- Ochoa, L.E., Roxo, F.F., Do-Nascimento C., Sabaj, M.H., Datovo, A., Alfaro, M., Oliveira, C. 2017a. Multilocus analysis of the catfish family Trichomycteridae (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes) supporting a monophyletic Trichomycterinae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v.115, p.71-81.
- Ochoa, L. E., G. S. C. Silva, G. J. Costa e Silva, C. Oliveira & A. Datovo 2017b. New species of *Trichomycterus* (Siluriformes: Trichomycteridae) lacking pelvic fins from Paranapanema basin, southeastern Brazil. *Zootaxa* 4319 (no. 3): 550-560. 17
- Pereira, L. H. G., Hanner, R., Foresti, F. & Oliveira, C. 2013. Can DNA barcoding accurately discriminate megadiverse Neotropical freshwater fish fauna? *BMC Genetics*, 14: 20.
- Pugedo, M. L., Neto, F.R.A., Pessali, T.C., Birindelli, J.L.O. & Carvalho, D.C. 2016. Integrative taxonomy supports new candidate fish species in a poorly studied neotropical region: the Jequitinhonha River Basin. *Genetica*, 144: 341-349.
- Reis, R.E. 2013. Conserving the freshwater fishes of South America. *International Zoo*

- Yearbook 47: 65-70.
- Reis, R.E., Albert, J.S., Di Dario, F., Mincarone, M.M., Petry, P. & Rocha, L.A. 2016. Fish biodiversity and conservation in South America. *Journal of fish biology*, 89: 12-47.
- Ribeiro, A.C. 2006. Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. *Neotropical Ichthyology*, 4: 225-246.
- Rizzato, P.P., Costa Jr., E.P.D., Trajano, E., Bichuette, M.E., 2011. *Trichomycterus dali*: a new highly troglomorphic catfish (Siluriformes: Trichomycteridae) from Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul State, Central Brazil. *Neotrop. Ichthyol.* 9 (3), 477–497.
- Sarmiento-Soares, L. M., A. M. Zanata and R. F. Martins-Pinheiro. 2011. *Trichomycterus payaya*, new catfish (Siluriformes: Trichomycteridae) from headwaters of rio Itapicuru, Bahia, Brazil. *Neotropical Ichthyology* v. 9 (no. 2): 261-271.
- Schlick-Steiner, B. C., Steiner, F. M., Seifert, B., Stauffer, C., Christian, E. & Crozier, R. H. (2010). Integrative taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity. *Annual Review of Entomology* 55, 421-438.
- Thomaz, A.T., Malabarba, L.R., Bonatto, S.L. & Knowles, L.L. 2015. Testing the effect of palaeodrainages versus habitat stability on genetic divergence in riverine systems: study of a Neotropical fish of the Brazilian coastal Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, 42: 2389-2401.
- Tschá, K.M., 2016. Taxon Pulse: Um modelo para diversificação genética de peixes em bacias hidrográficas costeiras. Unpublished Ph. D. Dissertation, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 109p.
- Valenciennes, A. 1832. Nouvelles observations sur le capitán de Bogota, *Eremophilus mutisii*. In: Voyage de Humboldt et Bonpland, Deuxième partie. Observations de Zoologie et

d'Anatomie comparée, 2: 341-348.

Wheeler, Q. D., Raven, P. H. & Wilson, E. O. 2004. Taxonomy: impediment or expedient? Science, 303(5656), 285.

Weitzman, S.H., Menezes, N.A. & Weitzman, M.J. 1988. Phylogenetic biogeography of the Glandulocaudini (Teleostei: Characiformes, Characidae) with comments on the distribution of other freshwater fishes in eastern and southeastern Brazil. In P. E. Vanzolini & W. R. 19 Wosiacki, W.B. 2002. Estudo das relações filogenéticas de Trichomycterinae (Teleostei, Siluriformes, Trichomycteridae) com uma proposta de classificação. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 324p.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the following institutions and personal for sending specimens and help during museum visits: Aléssio Datovo, Mário de Pinna, Manoela Marinho, Michel Gianeti and Osvaldo Oyakawa (MZUSP); Marcelo Britto, Paulo Buckup, and Emanuel Neuhaus (MNRJ); Francisco Langeani (DZSJRP); Fernando Jerep and Oscar Shibatta (MZUEL); Alexandre C. Ribeiro (CPUFMT); Carla S. Pavanelli (NUP); Carlos Lucena (MCP); and Vinicius Bertaco (MCN). For help in field expeditions we thank Nathália Pio, Priscila Madoka, Mário de Pinna and Vinícius Reis. Thanks to Fernando R. Carvalho for help in previous versions of manuscript and editing part of photos. Dario Faustino, Luz Ochoa and Priscila Camelier gently helped with molecular procedures. Luiz R. Malabarba and Rafael Angrizani for general comments and suggestions. Bárbara Calegari and Laura Delapieve for checking a voucher at MCP. This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001 (LMD - Master Degree and TPC - PNPd postdoctoral fellowship); JF was supported by CNPq with a postdoctoral scholarship. The field expeditions of this project were partially funded by a CNPq Universal grant (401204/2016-2) to Luiz R. Malabarba were JF and TPC are collaborators.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente trabalho é uma importante contribuição no estado de conhecimento de *Trichomycterus*, especificamente nas espécies costeiras do Sul e Sudeste do Brasil, através de uma extensa revisão taxonômica integrando dados morfológicos e moleculares. Foram reconhecidos 12 morfotipos presentes na área de estudo, quatro destes como prováveis novas espécies: *Trichomycterus* sp. 'malacara', *Trichomycterus* sp 'ribeira', *Trichomycterus* sp. 'tubarão', *Trichomycterus* aff. *davisi*, *T. alternatus*, *T. balios*, *T. cubataonis*, *T. davisi*, *T. guaraquessaba*, *T. jacupiranga*, *T. tupinamba* and *T. zonatus*.

O uso do *Generalized Mixed Yule-Coalescent* (GMYC) como ferramenta adicional de delimitação, mostrou-se satisfatório para a maioria das espécies de *Trichomycterus* analisadas, no entanto apresentou algumas inconsistências, quando contrastado com morfologia. As inferências na delimitação das espécies devem ser feitas com cautela e limites de espécies baseado apenas em um conjunto de dados é por vezes insatisfatório.

Nossos resultados sugerem que a diversificação das espécies de *Trichomycterus* do Sul e Sudeste do Brasil esta associada a ambos os eventos promovedores de troca de fauna nessa região: capturas de cabeceira entre drenagens costeiras e continentais e dispersão e vicariância promovidos pela formação de paleodrenagens na plataforma costeira. Finalmente, esses processos de diversificação relativamente recentes podem ser refletidos no reconhecimento e delimitação das linhagens, portanto, assim se ressalta a importância de uma abordagem integrativa para entender os mecanismos promovedores de diversificação e restrição da distribuição das espécies.